

# ENKELE MONSTRUEUSE KEGELS VAN CONIFEREN

DOOR

H. J. VENEMA

Tis wel waer datter in de Natuer niet wonderlik en is, nochtan tot onderscheyt der dingen die wy duer de oirsaken verstaen, vande gene welker redenen ons onbekent sijn, soo geven wy dese met recht de naem van wonder, niet dat sijt eygenlick sijn, maer omdattet hem voor ons alsoo gelaet.

SIMON STEVIN: Over de Waerdicheyt der Duytsche Tael in: De Beginselen der Weegconst. Leiden, 1586.

Weinig onderdeelen van de morphologie der planten hebben zoo zeer de belangstelling der botanici getrokken als de bouw van de kegels der Coniferen. Het ligt voor de hand, dat aan monstrueuse kegels, die, zooals vele monstruositeiten het inzicht in den normalen bouw kunnen verhelderen, evenzeer veel aandacht geschonken is. Een overzicht van deze afwijkingen, bekend tot 1922, geeft PENZIG (1921-1922) in zijn Handboek „Pflanzen-Teratologie”. Vele theorieën heeft men opgesteld om den bouw van de kegels te verklaren; in een historisch overzicht somt HERZFELD (1909) er een 20-tal op. De waarde van deze theorieën is echter zeer verschillend. Men mag den eisch stellen, dat alleen die theorieën, welke den normalen bouw van de kegels trachten te verklaren, ook op ongedwongen wijze van toepassing zijn op den bouw der monstrueuse kegels. De verschillende theorieën kan men vrijwel alle tot twee groepen brengen: die, welke den kegel der Coniferen als een bloem opvat en die, welke hem beschouwt als een bloeiwijze. Men kan dit ook aldus uitdrukken: volgens sommige onderzoekers bestaat de kegel uit één as met sporophyllen (= een stengel met bladeren ten dienste van de voortplanting, dus een stengel met meeldraden en (of) vruchtbladen, welke laatste het vruchtbeginsel vormen) en volgens andere onderzoekers bestaat de kegel uit een hoofdas met zij-assen, welke sporophyllen dragen. Al meer dan een eeuw wordt over deze vraag een vinnige strijd gevoerd. Samenvattingen over deze strijd-vraag geven HERZFELD (1909), PILGER (1926), COULTER and CHAMBERLAIN (1928) en ZIMMERMANN (1930). De beslissing is juist daarom van

zooveel beteekenis, omdat daarmee de oplossing van een ander zeer belangrijk vraagstuk ten nauwste samenhangt, nl. de verwantschap der *Angiospermae* met de *Cryptogamae*, of, wanneer men het vraagstuk eenigermate beperken wil, de verwantschap der *Angiospermae* met de *Gymnospermae*. Daar er geen resten van uitgestorven angiosperme planten bewaard gebleven zijn, welke oud genoeg zijn om uitsluitel te geven over deze vraag, is men wel aangewezen op de onderlinge vergelijking van de thans levende vormen, tenzij men het standpunt van HERIBERT NILSSON (1938) deelt, die van meening is, dat onze geheele angiosperme flora, plotseling en zonder voorouders in de bovenste lagen van het onderste krijt zijn opgetreden. Het is hier niet de plaats dit vraagstuk nader uit te werken. Daarom moge volstaan worden met de opmerking, dat degenen, die de *Gymnospermae* (waartoe o.m. de Coniferen behooren) een bloeiwijze toeschrijven, aansluiting zoeken bij de *Polycarpicae* (waartoe o.a. *Magnoliaceae*, *Ranunculaceae*, *Berberidaceae* behooren) en zij, die de tegengestelde opvatting huldigen, dus zoowel de *Gymnospermae* als de *Angiospermae* in het bezit achten van een bloem, verband meenen te mogen leggen met bepaalde vertegenwoordigers der *Monochlamydeae* (*Juglandales*, *Piperaceae*).

De aanleiding om aan dit vraagstuk in dit Gedenkboek eenige aandacht te schenken is gelegen in het feit, dat ik de laatste jaren van verschillende zijden monstrueuse kegels mocht ontvangen en voorts zelf enkele interessante gevallen verzamelde. Dit materiaal, dat bewaard wordt aan de afdeling Plantensystematiek en -Geographie der Landbouwhoogeschool te Wageningen, is in hoofdzaak tot twee groepen te brengen: I. Vegetatief doorgegroeiide kegels (= kegels, wier verlengde as naalden draagt) en II. Androgyne kegels (= kegels, welke ten deele manlijk, ten deele vrouwelijk zijn). Zij zullen hier beknopt worden beschreven. Aan deze beschrijving zullen voorts enkele beschouwingen worden vastgeknoopt, met het doel om na te gaan in hoeverre deze monstrueuse kegels steun kunnen verleen aan enkele der bekendste theorieën betreffende den bouw van den kegel der Coniferen.

### I. Vegetatieve doorgroeiingen

Sinds lang kent men van *Picea* (STENZEL, 1876; EICHLER, 1882) en *Larix* (VELENOVSKY, 1905-1913; HERZFELD, 1909) doorgegroeiide kegels. Slechts zelden is dit verschijnsel beschreven voor de kegels der geslachten *Cunninghamia*, *Abies* en *Sciadopitys*, terwijl van andere Coniferengeslachten zooals *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Juniperus*, enz. dit verschijnsel geheel onbekend is. Echter niet alle doorgegroeiide

kegels zijn even belangrijk voor het hier bedoelde vraagstuk. Tot de belangwekkendste beschouwingen geven die kegels aanleiding, wier doorgegroeide as naalden met okselproducten draagt, maar deze gevallen zijn zeer zeldzaam.

#### 1. *Cryptomeria japonica* (L.f.) D. DON

Doorgroeide kegels van deze soort zijn zóó algemeen, dat men het verschijnsel hier wel als normaal kan beschouwen. Gevallen van krachtige proliferatie zijn tot in bijzonderheden beschreven in het Jaarboek der N.D.V. van 1933 door BIEGEL en VENEMA. In deze bijdrage werd tevens melding gemaakt van een doorgegroeiden kegel, welke aan de verlengde as manlijke bloemen droeg. Daarvóór was dit verschijnsel slechts éénmaal waargenomen, nl. door HEMENWAY (1911).

In 1939 verzamelde ik enkele zeer fraaie gevallen in het Pinetum van den Heer von GIMBORN te Doorn. De twee bestaande afbeeldingen (HEMENWAY, 1911; BIEGEL en VENEMA, 1933) zijn niet erg duidelijk; een derde afbeelding mag dus zeker gerechtvaardigd heeten (fig. 9).

#### 2. *Cunninghamia lanceolata* (LAMB.) HOOK.

In Juni 1936 ontving het Arboretum te Wageningen enkele kegels van deze soort uit den botanischen tuin te Coimbra (Portugal). Daaronder bevond zich een tweetal met doorgegroeide assen (fig. 7 en 8). Monstrueuse kegels van *Cunninghamia* zijn slechts drie keer in de botanische literatuur vermeld en slechts één keer afgebeeld. De oudste opgave is van SPERK (1869). Diens beschrijving luidt aldus: „Proliferierende Zapfen der *Cunninghamia* sehen jungen normalen Zapfen ähnlich, sind aber etwas dicker. Bei näherer Betrachtung fand ich, dass an der Basis der Zapfen Schutzschuppen, vollkommen ähnlich den Schuppen normaler Zapfen, vorhanden sind; höher standen Schuppen vom Aussehen der Deckblätter, allein in ihren Achseln hatten sich, statt Blüthen, 3 Blattorgane entwickelt, die nach ihrer Gestalt und Stellung leicht für Fruchtschuppen zu erkennen waren; eine Bestätigung meiner Erklärungen betreffend die Organisation normaler Deckblätter und ihrer axillären Schuppen; in dieser Hinsicht nähert sich *Cunninghamia* am meisten den *Abietineae*. Zwischen den 3 axillären Blättchen und dem Deckblatte fand ich beständig einen nach oben etwas verdickten langen Stiel dessen Bedeutung mir dunkel blieb; vielleicht war es eine secundäre Axe, vielleicht ein Blattorgan an Stelle unentwickelter Ovarien. Gegen die Spitze des Zapfens hin waren alle diese Organe mehr und mehr verkümmert und fehlten zuletzt, so dass

der Gipfel des Zapfens nur eine Menge gewöhnlicher Blätter hatte."

MASTERS (1869), wien we een voortreffelijk boek over monstrositeiten danken, gegroepeerd naar de verschijnselen en niet naar de geslachten, zooals in het boek van PENZIG is geschied, heeft ook verschillende gevallen van monstreuze kegels bestudeerd. Van het geslacht *Cunninghamia* heeft MASTERS (1891) een monstreuze kegel als volgt beschreven: „In these cones the seedscales were absent, but the bracts were thickened at the base, and from their inner surface projected one central, or two, or four reddish outgrowths, wholly cellular in structure." De gevallen door SPERK en MASTERS beschreven, hebben dus betrekking op wijzigingen welke zich voltrokken in de oksels der kegelschubben.

Mediane proliferaties, dus verlenging van de hoofdas, zijn van dit geslacht daarentegen slechts één keer, en dan nog terloops, vermeld door PARLATORE (1861). Een afbeelding van deze monstrositeit komt voor in het werk van HIRMER (1936) op Textbeilage E. Het aldaar afgebeelde geval (fig. 1) klopt met onze fig. 8. In fig. 2 worden in elk geval twee kegels afgebeeld met een krachtige, mediane proliferatie; zij verschillen met onze exemplaren door de afwezigheid van een duidelijken eindknop. Merkwaardigerwijze wordt in den tekst deze afwijking niet genoemd.

De hier afgebeelde, eigen kegels geven aanleiding tot enkele opmerkingen. De kegels staan aan het einde van een  $\pm 0,5$  cm lang takje, waarop een aantal naalden ingeplant staat, welke geleidelijk in lengte afnemen (bij fig. 7 van 8–5 mm, bij fig. 8 van 12–4 mm). Met het afnemen der lengte gaat geen versmalling van de naalden gepaard (fig. 37 a–c). Deze nemen daarentegen op een bepaald moment snel in de breedte toe en wel (fig. 37 d–e) tot over meer dan de halve lengte van de naalden. Zij naderen aldus den normalen schubvorm, maar zijn nog steriel. Tenslotte verdwijnt het karakter van de naald geheel. De schub is dan ruitvormig geworden, met een duidelijk spitsje aan den top (fig. 37 h). Dezen vorm vertoonen de schubben tot vrijwel aan den top van den kegel toe. Het zou interessant zijn evenzeer de veranderingen der schubben aan den top van den kegel en in het overgangsgebied van de verlengde as te vervolgen. Doch dan zou dit unicum geheel opgeofferd moeten worden. Het maakt den indruk, dat de overgang van schub tot naald aan dit gedeelte van de as zich vrij plotseling voltrekt. De eerste naalden aan deze verlengde as zijn slechts enkele mm lang, doch zijn zoo breed als een normale naald. De daarop volgende naalden nemen snel in lengte toe, waarna de as vrij plotseling in een knop ein-

dig. De knop-schubben zijn relatief zeer breed en eindigen spits (fig. 8). Uit al deze overgangsstadia van gewone naald tot dekschub (fig. 37 a-h) blijkt overtuigend hare homologie. Nog op een andere bijzonderheid moet gewezen worden. In den oksel van sommige naalden, vlak onder den kegel, staan nl. manlijke bloemen (fig. 7a).

Normaal staan de manlijke bloemen in een wisselend aantal, dicht op een, aan het einde van een twijg. Dit geheele complex ontstaat uit één dikken, door knopschubben omgeven eindknop, welke de manlijke bloemen geheel insluit. In het midden van den eindknop bevindt zich de aanleg van de steriele twijg, welke na den bloei doorgroeit. De breede, leerachtige, scherp toegespitste knopschubben vormen de schutbladen van de afzonderlijke manlijke bloemen. Normaal staan aan de basis van de manlijke bloem in den oksel van het schutblad 3 steriele, schubvormige bladeren waarvan er 2 transversaal geplaatst zijn en 1 tegenover het schutblad staat. Op deze 3 bladeren volgt aanvankelijk een kaal gedeelte en daarna volgen de in een spiraal geplaatste meeldraden.

De vrouwelijke bloemen staan normaal ten getale van een of meer aan het einde van een twijg, welke aan de basis voorzien is van een aantal kleine, naaldvormige bladeren.

Waarschijnlijk is deze doorgegroeide kegel ontstaan aan het einde van een twijgje, hetwelk eerste enkele normale manlijke bloemen gevormd heeft. Inplaats van na den bloei uit te groeien met een steriele twijg, zooals normaal het geval pleegt te zijn, heeft de groeitop eerst een vrouwelijken kegel gevormd en is pas daarna met een steriele twijg doorgegroeid. Deze wijze van ontstaan is waarschijnlijker dan te veronderstellen, dat in den oksel der bladeren, welke een normalen kegel voorafgaan, manlijke bloemen ontstaan zouden zijn. Voor het doorgroeien van een normalen, vrouwelijken kegel zouden dan nog andere oorzaken aangenomen moeten worden.

Hoe moet men nu den kegel van *Cunninghamia* opvatten? Aan de binnenzijde van de dekschub komt (fig. 38a), ongeveer in het midden van de schub, een smalle, vrije, dwars verloopende, 3-lobbige zone voor. Deze vertoont zich ook wel in den vorm van enkele min of meer vrije, vliezige schubben (fig. 38b). Hieraan zijn de zaadknoppen vastgehecht. De morphologische beteekenis van dit vlies wordt door verschillende onderzoekers verschillend opgevat. PILGER (1926) en reeds voor hem EICHLER (1881), beschouwt het als de vruchtschub, een inzicht waarmede GOEBEL (1923-1932) zich niet kan vereenigen. Aanvaarden wij dit standpunt wel, dan komt ook bij *Cunninghamia* in den oksel van de dekschub een vruchtschub voor. Aan

eenzelfde tak zien wij hier dus in den oksel van sommige naalden elk een manlijke bloem optreden, en in den oksel van de dekschub komt de vruchtschub voor, welke enkele zaden draagt, m.a.w. in den oksel van de dekschub staan, zij het dan ook sterk gereduceerd, vrouwelijke bloemen. Zoo beschouwd, is de kegel van *Cunninghamia* dus als een bloeiwijze op te vatten.

Het voorkomen van manlijke bloemen in de oksels van de naalden en vrouwelijke bloemen in de oksels van dekschubben, welke homoloog met die naalden zijn, lijkt mij aannemelijker, dan de opvatting van GOEBEL, die deze vruchtschub niet erkent, doch dit orgaan opvat als een uitgroeijing van de zaden. Wie deze opvatting echter wel toegedaan is, ziet in den kegel van *Cunninghamia* een bloem.

### 3. *Abies spec.*

In tegenstelling met het geslacht *Picea*, welks kegels herhaaldelijk een verlenging van de as vertoonen, treedt bij het geslacht *Abies* dit verschijnsel slechts zelden op. STENZEL (1876) noemt het volgende geval: „Von der Tanne (*Abies alba* MILL.) deren Zapfenspindel eine viel grössere Selbstständigkeit zeigt, als die der Fichte und daher ein Auswachsen in einen benadelten Zweig am ersten erwarten liess, ist es mir bisher nur gelungen, einen einzigen durchwachsenen Zapfen zu finden. In den Gipfelzweigen einer durch den Sturm umgestürzten Tanne zwischen Langenau und Wölfelsdorf in der Grafschaft Glatz stand unter zahlreichen regelmässig ausgebildeten, wiewohl auch nicht grossen Zapfen ein besonders kleiner, der an der Spitze in einen Schopf Nadeln ausging.” STENZEL geeft ook een afbeelding van deze monstruositeit. Volgens PENZIG (1921-1922) moet ook FERMOND (1884) in diens Essai de Phytomorphie een geval van doorgroeijing beschreven hebben, doch dit werk is niet in ons land aanwezig en kon daarom door mij niet geraadpleegd worden. MAECKLENBURG (1922) vermeldt een kegel van *Abies concolor*, welke „mitten auf der Spitze ein kleines Büschel grüner Nadeln hat. Obwohl ein eigentlicher stielartiger Trieb fehlt, könnte man doch die Entwicklung dieses Nadelbüschels wohl als den Beginn oder Ansatz des Durchtreibens bezeichnen.” En tenslotte maakt ook LANFER (1933) in zijn dissertatie zeer terloops melding van doorgegroeide *Abies*-kegels: „*Abies Nordmanniana* lieferte einige Zapfen, die eine vegetative Endknospe trugen, an der ein Paar einfache als Nadeln umgebildete Deckschuppen herausragten. Ebenso fand ich bei *Abies Veitchii* aus der Zapfenspitze ein Paar ausgewachsene Nadeln herausragen.” Zijn afbeeldingen naar foto's zijn slecht.

In 1937 verzamelde ik in het Arboretum te Wageningen een zwak doorgegroeiiden kegel van *Abies homolepis* SIEB. et ZUCC. (fig. 3). De naalden, voorafgaande aan den kegel, waren fraai paars gekleurd, evenals de jonge kegel zelve. In het basale deel van den kegel zijn enkele paarsgekleurde dekschubben even zichtbaar. Aan het topgedeelte van den kegel daarentegen zijn de dekschubben iets langer dan normaal, groen van kleur met een paars gekleurde hoofdnerf, ter weerszijden waarvan de lichtere banden van de reeksen huidmondjes opvallen. De volgende dekschubben nemen snel in grootte toe en onderscheiden zich in niets van de gewone naalden dezer soort. Behalve een geringe verlenging van de as valt ons dus op een verlenging van de dekschubben, welke bovendien duidelijk op naalden gaan gelijken en tenslotte zich in niets daarvan onderscheiden. Zwakker ontwikkeld was deze zelfde afwijking bij een kegel van *Abies concolor* (GORD.) ENGELM. var. *Lowiana* (A. MURR.) LEMM. (fig. 1), door den heer F. OOSTENDORP verzameld in 1940 in het Arboretum. Een geheele reeks van doorgroeiingen, in allerlei stadia van ontwikkeling verzamelde ik in 1940 van *Abies koreana* WILS. in het Pinetum van den heer VON GIMBORN te Doorn (fig. 4-6). De zwakst ontwikkelde stadia van deze monstruositeit vertoonen aan den top van den kegel verlengde dekschubben met het karakter van naalden en een zwakke verlenging van de kegelas, waarop een aantal naalden ingeplant is (fig. 4). In een verder gevorderd stadium hebben alle dekschubben het karakter van normale naalden gekregen, de kegel is relatief langer en aan het einde van de doorgegroeiide as staan enkele knoppen (fig. 5). Het meest afwijkende is het geval afgebeeld in fig. 6; de vruchtschubben zijn opvallend klein, staan vrij ver van elkaar, terwijl de zeer verlengde hoofdas afgesloten wordt door enkele knoppen. Het maakt den indruk, dat deze tak doorgegroeid zou zijn, in tegenstelling met een normalen kegel, waarvan de spil weliswaar langen tijd blijft staan, maar tenslotte toch afvalt. Op de tentoonstelling van kegels ter gelegenheid van den derden Dendrologendag te Wageningen (1941) was door den heer A. M. VAN ESSEN een zwak doorgegroeiide kegel van *Abies concolor* (GORD.) ENGELM. afkomstig van het Pinetum BLIJDENSTEIN te Hilversum, ingezonden (fig. 2).

#### 4. *Sciadopitys verticillata* (THUNB.) SIEB. et ZUCC.

In 1940 ontving ik van den heer BENNEMA, boschbouwstudent te Wageningen, een monstrueusen kegel van deze soort (afb. 10). Aan den top bevond zich een tweetal „dubbelnaalden”. De Heer BENNEMA

deelde mij mede, dat de kegel in 1939 verzameld was van een exemplaar, dat te Wageningen staat en dat deze plant meerdere dergelijke afwijkend gebouwde kegels droeg. In 1941 vond ik in den tuin van Prof. Ir B. VAN DEN BURG te Wageningen een exemplaar, dat een 5-tal soortgelijke monstrueuse kegels droeg. Eén daarvan is afgebeeld als fig. 12, de overige vertoonden eenzelfde bouw. Dit verschijnsel is reeds eerder beschreven en afgebeeld en wel de eerste maal door KENT (1881) naar materiaal afkomstig van J. G. VEITCH, die in 1861 deze soort invoerde, nadat de door LOBB in 1853 in Engeland geïmporteerde planten doodgegaan waren.

Een tweede geval is beschreven en afgebeeld door CARRIÈRE (1884) naar materiaal, afkomstig van den kweker MOSER te Versailles. MASTERS (1881, 1882, 1884) heeft deze afwijkende kegels van KENT en CARRIÈRE eveneens herhaaldelijk beschreven, zonder daarbij tot nieuwe opvattingen te komen. Een artikel, zeer waarschijnlijk van MASTERS (1882), in Gard. Chron. geeft een correspondent, JEAN VAN VOLXEM, aanleiding tot de volgende mededeeling:

„Your fig. 18 gives an idea of the most common form of the cones of *Sciadopitys verticillata* in the neighbourhood of Yokohama; in fact it is the only one I saw there, and I took it for the normal state. Those I met were probably better developed than your model, and on the top of the cone the tuft of leaves came out more boldly. I was told by the nurserymen there that at the time of maturity the terminal bud started into a leader, and the axis of the cone swelled and burst as under the scales of the fruit. But I took it for granted, and never tried to ascertain how far this statement is true.”

THISLTON-DYER (1905), den normalen kegel van deze soort beschrijvend, merkt op, dat deze is „often crowned by sterile cladoden”. De bijbehorende gekleurde afbeelding laat o.m. een kegel zien, waaruit aan den top een „dubbelnaald” van 0,5 cm lengte steekt. De opmerking van PENZIG (1921-1922) als zouden „die Zapfen von *Sciadopitys* ausserordentlich häufig, sogar fast normalerweize vegetatieve, centrale Durchwachsung zeigen” heb ik nergens bevestigd gevonden. Ook niet in de Japansche literatuur, welke te mijner beschikking stond. Daar van deze soort in Japan vele vormen in cultuur zijn, is de mogelijkheid niet uitgesloten, dat dergelijke doorgegroeiide kegels typisch zijn voor een bepaalden vorm. Waarschijnlijk heeft PENZIG zich laten leiden door bovengenoemde mededeeling van J. VAN VOLXEM. Ook de literatuuropgaven van PENZIG behoeven enkele correcties. Zoo moet CARRIÈRE, Rev. Hort. 1867 veranderd worden in 1884. In het Report



of the Bot. Congres Amsterdam, 1866 komt een mededeeling voor van A. DICKSON: On the phylloid shoots of *Sciadopitys verticillata*, maar daarin is geen sprake van monstrueuse kegels. Het artikel in Gard. Chron. 1882, I, 155 is van J. VAN VOLXEM en niet van MASTERS, zooals PENZIG citeert.

KENT (1881) beeldt een monstrueusen kegel af met aan den top vele naalden; CARRIÈRE (1884) een kegel met 3 „dubbelnaalden” en THISELTON-DYER (1905) een kegel met 1 naald. Van de te mijner beschikking staande kegels droegen er drie 2 „dubbelnaalden” aan den top en één droeg slechts 1 „dubbelnaald”.

Evenals bij de vorige gevallen zullen we hier letten op een mogelijken samenhang tusschen naalden en kegelschubben. Aan een twijg van *Sciadopitys* staan de „dubbelnaalden” (fig. 11a) in kransen, welke zelve op eenigen afstand van elkaar geplaatst staan. Tusschen twee opvolgende kransen zien we een aantal in spiralen gerangschikte schubben (fig. 11b). Het blijkt voorts, dat elke „dubbelnaald” in den oksel van zoo’n schub staat. Ook staan er enkele soortgelijke schubben in een spiraal aan den voet van den kegel. Bij nader toezien blijken de eerste kegelschubben te bestaan uit een gedeeltelijke vergroeiing van zoo’n schub (fig. 13a) met een grootere schub (fig. 13b), welke laatste aan de binnenzijde de zaden draagt. Deze laatste schub (fig. 13b) is de vruchtschub en de schub waarmede hij ten deele vergroeid is, is de dekschub (fig. 13a). De kegelschubben nemen snel in grootte toe om vervolgens aan den top snel weer in grootte af te nemen. De dekschubben en vruchtschubben gedragen zich daarbij echter verschillend. De dekschub neemt relatief snel in afmetingen toe, de vruchtschub daarentegen wordt naar den top van den kegel kleiner (zie fig. 13 t/m 20). Het blijkt nu, dat bij de monstrueuse kegels een „dubbelnaald” in den oksel van een dekschub staat (zie fig. 21 t/m 23). Een mogelijke verklaring van dit verschijnsel zal straks besproken worden. Maar reeds nu zij opgemerkt, dat hier dus geen sprake is van een „vegetative, centrale Durchwachsung” van den kegel, zooals PENZIG (1921–1922) opmerkt; er is evenmin sprake van een „axe central terminé par deux ou par trois feuilles”, zooals CARRIÈRE (1884) het verschijnsel beschrijft. Ook hier zijn het axillaire veranderingen, dus veranderingen, welke zich in den oksel der dekschubben voordoen.

Om de hier besproken en afgebeelde afwijkingen te kunnen verklaren, zullen we uitgaan van den toestand, zooals die bij *Pinus* voorkomt. Schematisch is de bouw van een kegeldragenden tak van dit

geslacht aldus, aan de hoofdas (fig. 26a) staat een aantal schutbladen (fig. 26b, 39c), welke in hun oksel elk een bundel naalden (fig. 26c, 39a) dragen. Deze bundels naalden, het naaldpakje, blijken bij nadere beschouwing te bestaan uit een aantal vliezige bladeren (fig. 39b) en twee (soms meer) naalden (fig. 39a). Aan de basis van deze naalden zit een knop (fig. 40a), die met het bloote oog niet zichtbaar is, maar onder bepaalde omstandigheden kan uitloopen <sup>1)</sup> (fig. 41 en 42). Hier blijkt dus uit, dat de bundel van twee naalden (fig. 26c, 39a), welke in den oksel van een schutblad (fig. 26b, 39c) staat, eigenlijk een bebladerd takje is, en wel een kortlot. In den oksel van het bovenste schutblad (fig. 26d) staat een kegel (fig. 26e), waarvan een gedetailleerd schema er uitziet als fig. 27. De strijdvraag is nu of deze kegel een bloem is of een bloeiwijze, m.a.w. of deze kegel bestaat uit een spil (of as) met bladeren in dienst van de voortplanting (zgn. sporophyllen) of, dat de kegel is een hoofdas met zij-assen en dat deze zij-assen sporophyllen dragen.

Op grond van de verschijnselen, welke zich bij de doorgegroeide kegel van *Cryptomeria* (BIEGEL en VENEMA, 1933) voordoen, kon aannemelijk worden gemaakt, dat de dekschub van dezen kegel gelijkwaardig is aan een naald en dat de vruchtschub is te vergelijken met een gereduceerd spruitje. Of dit spruitje nu een niet-bebladerde, afgeplatte as, dan wel een sterk gereduceerde as met twee (eventueel meer) vergroeide bladeren, of een tusschenstadium dezer twee extreme gevallen is, blijft hier buiten beschouwing. In elk geval draagt het voortplan-

<sup>1)</sup> De oorzaak van het uitloopen dezer knoppen moet in dit geval gezocht worden in het niet-uitloopen van den eindknop en omringende zijknoppen van het langlot, als gevolg van een beschadiging. Deze beschadiging kan veroorzaakt zijn door insectenvraat, maar ook door den vorst. GOEBEL heeft reeds in 1908 op deze verschijnselen de aandacht gevestigd. Zelve vond ik dergelijke gevallen in de Boschwachterij Noordwijkerhout (1927). De eerste bladeren aan deze uitgegroeide as zijn breed, stevig en van een vliezigen rand voorzien (fig. 42a), de daaropvolgende zijn grooter en meer naaldvormig (fig. 42b), maar bereiken lang niet de lengte van de normale naald. Zij gelijken zeer veel op de bladeren van een kiemplantje van *Pinus*. Prof. JESWIET verzamelde in 1937 op de heide bij Valkenswaard een dergelijk geval van *Pinus nigra* var. *austriaca*. Merkwaardig waren enkele gevallen, welke ik in den zomer van 1941 in het Arboretum verzamelde. De doorgegroeide eindknop vormde eerst enkele stevige, naaldvormige bladeren (fig. 43b), vervolgens enkele, meer vliezige, kleinere naalden (fig. 43c, 44a), welke in hun oksel elk een manlijke bloem droegen (fig. 43d, 44b), terwijl aan den top van deze as in den oksel van de nu kleine, vliezig geworden bracteën (fig. 43e) zich normale kortloten ontwikkelden (fig. 43f). Deze gevallen, veroorzaakt door een van buiten af werkenden invloed zijn geen monstrositeiten. UNGERER (1926) deelt dit verschijnsel in bij zijn „Kompensatorische Anlage-umgestaltung“, d.i. het vervangen van een uitgeschakeld orgaan door uitgroeien van een aanleg, welke onder normale omstandigheden geen of een anders gevormd orgaan zou hebben ontwikkeld.

tingsorganen, en is het dus een bloem. De kegel van *Cryptomeria* kan dus als een bloeiwijze worden opgevat: een hoofdas (de kegelas) met schutbladen (de dekschubben), welke in den oksel een bloem (= vruchtschub) dragen.

Bij *Cunninghamia* is de parallel niet zoo overtuigend door te voeren. Uit de overgangsstadia (fig. 37a-h) blijkt, dat een dekschub morphologisch gelijkwaardig of homoloog is met een naald. Aan de doorgroeide as van dit exemplaar ontbreken okselknoppen. Misschien mogen de uitgroeiingen, door MASTERS (1891) bij *Cunninghamia* beschreven (zie boven) worden beschouwd als axillaire spruiten. Indien deze veronderstelling juist is, dan zou ook de kegel van *Cunninghamia* een bloeiwijze zijn. Aan deze opvatting wordt belangrijke steun verleend door het feit dat in den oksel der bovenste naalden van de beide kegels uit Coimbra manlijke bloemen voorkomen (fig. 7a).

De monstrueuse kegels van *Abies* laten slechts weinig conclusies toe. Met zekerheid valt alleen te zeggen, dat naald en dekschub gelijkwaardige, zgn. homologe, organen zijn. Staat men op het standpunt, dat een blad in zijn oksel geen blad kan dragen (het tegendeel is nog nimmer geconstateerd), doch alleen een knop, die wel is waar soms sterk gereduceerd kan zijn, maar in dit geval toch enkele zaadjes draagt en dus als een bloem opgevat moet worden, dan is ook de kegel van *Abies* een bloeiwijze.

De verklaring van den monstrueusen kegel van *Sciadopitys* levert meer moeilijkheden op. Met zekerheid kan gezegd worden, dat de schubben van een langlot (fig. 11b) morphologisch gelijkwaardig zijn aan deschubben, welke in den oksel een „dubbelnaald” dragen (fig. 11c), met de schubben, welke aan den kegel voorafgaan (fig. 12a) en met de dekschubben van den kegel (fig. 12b). Elke „dubbelnaald” staat dus in den oksel van een schub; bij den doorgegroeiden kegel staan deze bovendien in den oksel van de dekschub (fig. 21a, 22a, 23a), a.h.w. in de plaats van een vruchtschub. Men zou dit ook aldus kunnen uitdrukken: het okselproduct van de dekschub groeit normaal tot een vruchtschub, doch deze aanleg bezit de potentie onder bepaalde, ons onbekende omstandigheden tot een „dubbelnaald” uit te groeien. In de morphologie spreekt men daarom van de homologie of de gelijkwaardigheid van vruchtschub en „dubbelnaald”.

Wat zijn nu deze „dubbelnaalden” van *Sciadopitys*? De eerste botanicus, die begreep, dat het geen gewone naalden zijn, is DICKSON (1866) geweest. Op het eerste Internationale Botanische Congres in 1865 te Amsterdam gehouden, deelde hij o.m. het volgende mede:

„In *Sciadopitys* I have to call attention to the fact that the leaves of the growing shoots (except in young plants) consist as in *Pinus*, entirely of bud-scales. In each year's growth the lower scales are placed at some distance from each other, and, for the most part, do not produce axillary branches. The scales towards the extremity of the year's growth, on the other hand, are closely approximated to each other, and in their axils are produced those bodies which have hitherto been termed the leaves of this plant. These are green linear organs, bearing a considerable resemblance to the leaves of some other Conifers, and occur singly in the axils of the scales. They are slightly bifid at their extremity, and exhibit a pretty deep medial furrow on both upper and under surface. On dissection they present two vascular bundles, one on either side of the middle line, in which respect they differ essentially from those scales which, in young specimen of this plant, are occasionally developed as elongated green leaves, and which invariably exhibit a medial vascular bundle or midrib. The axillary bodies performing leaf functions in *Sciadopitys*, therefore, are distinguished from true leaves, not only by their position, but by their structure, and I think that most botanists will agree with me in referring them to the category of phylloid shoots analogous to those in *Phyllocladus*, etc.”

DICKSON heeft dus duidelijk aangetoond, dat de „dubbelnaald” van *Sciadopitys* geen naald is, maar een spruit. Of het nu een onontwikkelde as is met twee over de geheele lengte met elkaar vergroeide naalden, zooals MOHL (1872) e.a. meenden te kunnen aantoonen, dan wel een as met onontwikkelde bladeren, zooals CARRIÈRE (1868) vermoedt op grond van monstrueuse afwijkingen dezer „dubbelnaalden”, doet thans niet ter zake. Terwijl de vruchtschub van *Sciadopitys* homoloog is met een „dubbelnaald”, is deze laatste een spruit. De vruchtschub is dus in dit geval evenzeer homoloog of gelijkwaardig met een spruit, m.a.w. ook de kegel van *Sciadopitys* is een bloeiwijze.

Samenvattend kunnen we dus opmerken, dat de hier besproken monstrositeiten aanleiding geven tot de opvatting, dat de dekschub van den kegel homoloog is met een naald (*Abies*, *Cunninghamia*, *Sciadopitys*, *Cryptomeria*) en dat haar okselproduct, de vruchtschub, homoloog is met een bloem. Welke deelen van de vruchtschub nu homoloog zijn met bepaalde deelen van een bloem is een afzonderlijk vraagstuk, waarop weer verschillende antwoorden gegeven zijn, doch dat hier verder buiten beschouwing zal blijven. De hier besproken kegels bestaan dus uit een hoofdas met zij-assen elk in den oksel van een bractee, de dekschub, en zijn dus bloeiwijzen en geen bloemen.

Persoonlijk komt mij deze opvatting het meest waarschijnlijk voor. Volledigheidshalve wil ik echter ook nog met een enkel woord op een paar andere theorieën de aandacht vestigen. In de eerste plaats de splijtingstheorie, welke door HIRMER (1936) in een rijk geïllustreerde bijdrage krachtig wordt verdedigd. HIRMER is van meening, dat één enkel orgaan een seriale splijting heeft ondergaan, waarbij het naar den top gerichte orgaan zich tot vruchtschub, het andere orgaan tot dekschub ontwikkelt. Wanneer dit inzicht juist mocht blijken te zijn, dan is de kegel dus te vergelijken met een bloem en niet met een bloeiwijze. HIRMER wijst er echter op, dat het optreden van deze splijting van een oorspronkelijk „einhheitliche Blattanlage" alleen voor *Podocarpus* aan te toonen is, en dat bij de andere geslachten dit strikte bewijs uit de ontwikkelingsgeschiedenis niet is te leveren.

In de tweede plaats de zgn. ligula-theorie, welke de meening verdedigt, dat de vruchtschub een uitgroeiing (= ligula of tongetje) zou zijn van de dekschub, zooals dit het geval is bij *Selaginella*. Zij is vooral door EICHLER (1881) krachtig verdedigd en in recenten tijd o.a. door MÄGDEFRAU (1932). Doch de studie van de ontwikkelingsgeschiedenis dezer organen door HAGERUP (1933) en LANFER (1933) heeft duidelijk vastgesteld, dat de vruchtschub onafhankelijk van de dekschub uit de kegelas ontstaat. Er zijn nog meer argumenten aan te voeren tegen de opvatting als zou de vruchtschub homoloog zijn met de ligula van *Selaginella*. Terwijl bij *Selaginella* de sporen ontstaan geheel onafhankelijk van de ligula, zijn de zaden van de Coniferen duidelijk producten van de vruchtschub. Men kan onmogelijk deze twee zoo sterk uiteenlopende organen tot eenzelfde type terugvoeren; het zijn dus ook geen homologe organen. De vruchtschub kan dus niet als een ligula of als een product eener seriale splijting worden beschouwd, maar moet als een zelfstandig product van de kegelas opgevat worden.

De hier verdedigde opvatting, dat de kegel van *Sciadopitys*, *Cryptomeria*, *Abies* en *Cunninghamia* een bloeiwijze is, rechtvaardigt niet de conclusie om de kegels van alle Coniferen als zoodanig te beschouwen. Ongetwijfeld is dat ook het geval met den kegel van *Picea*, *Larix* en *Pseudotsuga*. Doch er zijn enkele geslachten, zooals *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Juniperus* e.a., wier kegel als een „bloem", dus als een enkele as met sporophyllen moet beschouwd worden.

LORSY (1911) heeft den bouw der kegels als een indeelingsprincipe voor de Coniferen gebruikt. Hij verdeelt deze in *Florales* en *Inflorescentiales*. Van de hier besproken geslachten met monstrueuse kegels rekent LORSY *Abies*, *Cryptomeria* en *Sciadopitys* tot de *Inflorescentiales*, dus to

de groep van *Coniferae*, wier kegel een bloeiwijze (= inflorescentie) is.

Alleen van *Cunninghamia* kan LOTSY niet met zekerheid de positie bepalen, doch hij meent haar te moeten rekenen tot de *Araucarineae*, welke een onderdeel der *Florales* vormen, hetgeen niet strookt met de hier verdedigde opvatting van den kegel van *Cunninghamia*. EICHLER rekent dit geslacht tot de *Taxodiineae*, welke wel tot de *Inflorescentiales* van LOTSY behooren. De systematische plaats van dit geslacht hoop ik elders gedetailleerder te bespreken.

Het is voorts opvallend, dat van de geslachten *Chamaecyparis*, *Thuja* en *Juniperus*, welke LOTSY tot de *Florales* rekent, geen mediane proliferaties der kegels bekend zijn. De door LOTSY gegeven indeeling der *Coniferae* in *Florales* en *Inflorescentiales* wordt dus gesteund door de monstrositeiten.

## II. Androgyne kegels

Androgyne kegels zijn kegels, welke ten deele manlijk, ten deele vrouwelijk zijn. Dergelijke kegels zijn van sommige geslachten der Coniferen reeds lang bekend (b.v. *Picea* en *Larix*) en herhaaldelijk beschreven; van andere geslachten zijn deze slechts een heel enkele maal gevonden of zelfs onbekend. In Juni 1937 vond Prof. JESWIET in het Arboretum der Landbouwhoogeschool te Wageningen een androgynen kegel van *Abies cilicica*. Volgens PENZIG (1921–1922) zijn androgyne kegels binnen het geslacht *Abies* alleen beschreven van *Abies pectinata*. Van deze soort zouden zelfs tweeërlei androgyne kegels gevonden zijn: manlijk in het onderste gedeelte en vrouwelijk aan den top, beschreven door SCHLEIDEN (1837), SCHAUER (1842), ZEILE (1845), MOHL (1845), BAIL (1869) en omgekeerd: het onderste gedeelte vrouwelijk en aan den top manlijk, vermeld door PARLATORE (1861) en VON KEISSLER (1899).

SCHAUER (1842) heeft de „*Eléments de Tératologie végétale*” van A. MOQUIN-TANDON in het Duitsch vertaald en van een aantal toevoegingen voorzien, voor het grootste deel aan de litteratuur ontleend. Eigen waarnemingen betreffende androgyne kegels van *Abies*-soorten worden er echter niet in vermeld, maar wel worden de waarnemingen van SCHLEIDEN (1837)<sup>1)</sup>, MOHL (1845) en ZEILE (1845) gerefereerd. Een passage, welke oorspronkelijk in het werk van MOQUIN-TANDON ontbreekt, moge hier geciteerd worden. Zij luidt aldus: „Zu den merkwürdigsten Missbildungen dieser Reihe gehört unstreitig die von MOHL und SCHLEIDEN an *Pinus (Abies) alba*, von MEYEN an *Larix europaea* beobachtete Verwandlung der Deckschuppe der weiblichen Blüthe zur

<sup>1)</sup> Deze publicatie is waarschijnlijk niet in ons land aanwezig.

Anthere." De vraag, die zich dadelijk aan ons opdringt is: wat kan er bedoeld zijn met *Pinus (Abies) alba*? Is dit *Pinus Abies*, *Pinus alba* of *Abies alba*? Afdoende zekerheid zouden wij kunnen krijgen, indien de kegels, door deze onderzoekers beschreven, nog aanwezig waren. Doch waar deze te zoeken? Wij zijn dus aangewezen op de beschrijvingen zelve en eventueel op afbeeldingen.

SCHAUER geeft een uitvoerige beschrijving van de androgyne kegels door MOHL gevonden. Er valt echter uit deze beschrijving niet op te maken welke soort met *Pinus (Abies) alba* volgens onze tegenwoordige opvatting bedoeld is. Het is dus noodzakelijk de publicatie van MOHL zelve te raadplegen. In diens „Vermischte Schriften botanischen Inhalts" van 1845 komt een bijdrage voor, getiteld: Ueber die männlichen Blüthen der Coniferen. Deze bijdrage is eigenlijk de dissertatie van J. FR. ZEILE (1845), maar door MOHL uitgebreid. MOHL (en dus ook ZEILE) beschrijft daarin androgyne kegels onder den naam van *Pinus alba*. Uit de beschrijving van MOHL valt niet met zekerheid op te maken, welke soort bedoeld wordt. De detailteekeningen, welke aan dit artikel toegevoegd zijn, doen echter vermoeden, dat het een *Picea*-soort is. Waar de auteursnaam ontbreekt, is het zaak na te gaan wie den naam *Pinus alba* gebruikt hebben, en wat onze hedendaagsche opvattingen omtrent dezen naam, eventueel namen, zijn. Dat is in dit geval vrij eenvoudig. *Pinus alba* is afkomstig van AITON en werd door hem gebruikt in het derde deel van zijn Hortus Kewensis (1789, p. 341). Bovendien is AITON de eenige auteur, die dezen naam gebruikt heeft. De thans geldende naam daarvan luidt *Picea canadensis* B.S.P., wanneer wij BEISSNER (1930) volgen of *Picea glauca* Voss, wanneer wij REHDER (1927) volgen. De naam *Pinus alba* AIT. is weinig bekend; hij ontbreekt in verschillende werken (REHDER, 1927; BEAN, 1919), doch in werken, welke dezen naam wel noemen, blijkt hij steeds betrekking te hebben op *Picea canadensis* B.S.P. Zoo wordt hij genoemd bij HOCHSTETTER (1882), bij CARRIÈRE (1855) en in KENT (1881) als synoniem van *Picea alba* LK; beide namen zijn synoniemen van *Picea canadensis* B.S.P.. BAILEY (1933) vermeldt *Pinus alba* AIT. als synoniem van *Picea glauca* Voss en SARGENT (1892-1902) als synoniem van *Picea canadensis* B.S.P.. Bij HOCHSTETTER (1882), die *Pinus alba* AIT. als synoniem opgeeft van *Abies alba* MICHX wordt verwezen naar afb. 14, welke figuur zeer zeker geen *Abies* voorstelt, maar een *Picea*. Ik meen dus wel aannemelijk gemaakt te hebben, dat MOHL en ZEILE geen androgyne *Abies*-kegels beschreven hebben, zooals PENZIG opgeeft, maar dat deze kegels afkomstig waren van een *Picea*-soort.

SCHLEIDEN (1837), ook een auteur door PENZIG genoemd, zegt, dat hij androgyne kegels van *Pinus alba* heeft onderzocht. De betreffende passage luidt aldus: „Auf das glänzendste wird dieses Ergebnis durch einer Zapfen von *Pinus alba* bestätigt, den ich in diesem Frühjahr fand, an welchem die untere Hälfte der Blüthe männlich, die obere weiblich war.” Wij zagen reeds, dat volgens SCHAUER de resultaten van SCHLEIDEN eveneens betrekking hebben op „*Pinus (Abies) alba*”. Aan het slot heet het echter: „SCHLEIDEN betrachtet mit auf Grund einer ähnlichen an ders. Fichtenart von ihm beobachteten Missbildung, etc.” De *Pinus alba* van MOHL zou dus dezelfde zijn als die van SCHLEIDEN, m.a.w. ook SCHLEIDEN zou een *Picea* en wel *Picea canadensis* gehad hebben. Uit het artikel van SCHLEIDEN is dat echter niet op te maken, ook ontbreken er afbeeldingen. Doch mede op grond van de synoniemen lijkt het mij vrij zeker, dat PENZIG ten onrechte de onderzoekingen van SCHLEIDEN citeert onder *Abies pectinata* DC.

Voorts noemt PENZIG een beschrijving van androgyne kegels bij *Abies pectinata* DC. door TH. BAIL (1869). Bij het nalezen van deze litteratuuropgave vindt men het volgende vermeld: Op de vergadering van de Pruisische botanische vereeniging op 18 Mei 1869 te Braunberg heeft Dr BAIL een aantal androgyne bloeiwijzen van verschillende boomsoorten vertoont, o.m. van *Pinus nigra*, *Pinus excelsa* en een „als *glaucescens* bezeichnen jungen *Pinus*”. Beschouwen wij ook deze namen nader. De eerste zal zeker een *Pinus* zijn, daar we alleen een *Pinus nigra* ARN. kennen. Daar auteursnamen ontbreken, moeten voor de tweede naam alle mogelijkheden worden overwogen. Van *Pinus excelsa* zijn nl. 4 auteursnamen bekend: *Pinus excelsa* LAM., Fl. Franc. 1 éd. II (1778) 202 = *Picea excelsa* LINK; *Pinus excelsa* PARLATORE in DECANDOLLE Prodrum XVI<sup>2</sup> (1868) 405 en *Pinus excelsa* HOOKER, Journ. Linn. Soc. VIII (1856) 145 zijn beide synoniemen van *Pinus Peuce* GRISEB. (zie BEISSNER-FITSCHEN (1930). En tenslotte kennen wij nog *Pinus excelsa* WALL.. De *Pinus excelsa* van BAIL is dus zeer zeker geen *Abies* geweest. Wat de „als *glaucescens* bezeichnen jungen *Pinus*” voorstelt, is niet meer te beslissen. In een noot op blz. 196 van het artikel wordt nog wel verwezen naar de artikelen van SCHLEIDEN (1837) en van MOHL (1845), welke beide betrekking hebben op *Pinus alba*; beide auteurs hebben geen *Abies* bedoeld, volgens de thans geldende opvattingen, zooals boven reeds is aangetoond. Voorts wordt in deze noot genoemd een *Pinus excelsa*. Deze passage luidt aldus: „DICKSON erklärte 1861 einen oben männlichen, unten weiblichen Zapfen von *Pinus excelsa*”. De titel van het artikel van DICKSON luidt echter: „Obser-



ventions on some bisexual Cones occurring in the Spruce Fir (*Abies excelsa*)". Uit de bijgevoegde afbeeldingen valt op te maken, dat volgens onze hedendaagsche begrippen deze kegel afkomstig is van een *Picea*. In een noot toegevoegd aan zijn artikel vermeldt DICKSON ook nog, dat hij een kegel van *Abies nigra* heeft ontvangen, welken hij aldus beschreef: „The greater number of the scales upon the lower twothirds of the cone had their bracts replaced by stamens. The axis of the cone at that part was somewhat elongated, the scales being laxly arranged and not very well developed." Volgens BEISSNER (1930) kennen wij een *Abies nigra* MICHX FIL. Arb. forest. d'Amér. sept. I (1810) 128 = *Picea Mariana* B.S.P. en *Abies nigra* ENGELM. SILL. Journ. XXXIV (1862) 350 non DESF. = *Picea Engelmanni* ENGELM.. DICKSON heeft dus ook androgyne kegels van *Picea* gehad.

Tenslotte verwijst PENZIG naar het verslag van de 8e vergadering der Pruisische botanische vereeniging 7 Juni 1870 in Danzig gehouden. Hoewel Dr BAIL op deze vergadering verschillende gevallen van androgyne bloeiwijzen heeft gedemonstreerd, wordt daar geen enkel geval van Coniferen genoemd. PENZIG heeft dus de auteurs van de eerste groep van androgyne kegels ten onrechte geciteerd onder *Abies pectinata* DC.

De tweede groep androgyne kegels onder den naam van *Abies pectinata* DC. door PENZIG geciteerd, heeft aan den top van de as meeldraden en aan de basis vruchtbladen. PENZIG vermeldt als eersten auteur dezer abnormaliteit PARLATORE (1861). Deze onderzoeker zou haar gezien hebben bij de kegels van *Pinus Abies* DU ROI. De betrokken passage luidt aldus: „Amentum androgynum semel vidi, inferne femineum, superne masculum". Dank zij het feit, dat PARLATORE den auteur vermeldt en tevens een behoorlijke beschrijving heeft gegeven, kan gemakkelijk worden beslist, wat men thans onder zijn *Pinus Abies* DU ROI verstaat. Dit is *Abies alba* MILL. (Volledigheidshalve wijs ik er op, dat ook LINNAEUS een *Pinus Abies* heeft beschreven, waarvan de juiste naam thans *Picea Abies* KARST. luidt.)

De andere auteur, welke volgens PENZIG androgyne kegels van de tweede groep beschreven zou hebben is K. VON KEISSLER (1899). Doch VON KEISSLER spreekt in zijn artikel duidelijk van *Picea excelsa* LINK.

Resumeerend kunnen wij dus zeggen, dat van alle litteratuur, door PENZIG geciteerd onder *Abies pectinata* DC. alleen PARLATORE terecht genoemd is; al de andere auteurs hebben naar mijn meening steeds *Picea*-kegels gehad. De kegel door PARLATORE beschreven, is echter

aan de basis vrouwelijk, aan den top manlijk, terwijl de kegel uit het Arboretum daarentegen aan de basis manlijk en aan den top vrouwelijk is.

De as van deze androgyne bloeiwijze wordt ingeleid door enkele schubvormige bladeren (fig. 36a). Daarop volgt een aantal meeldraden (microsporophyllen, fig. 36b) op onderling vrij grooten afstand van elkaar geplaatst. Het overgangsgebied naar het vrouwelijk gedeelte van de as vertoont enkele afwijkend gebouwde schubben. Deze dekschubben bezitten nl. aan de onderzijde een soms rudimentair, soms normaal ontwikkeld microsporangium (= stuifmeelhokje) met microsporen (= stuifmeel) (fig. 32, 34). De vruchtschubben, welke normaal elk 2 gevleugelde zaden dragen (fig. 31), vertoonen evenzeer enkele afwijkingen; sommige van deze schubben bezitten slechts 1 gevleugeld zaad (fig. 33). Zelfs kan deze vleugel geheel verdwenen zijn en het macrosporangium met macrospore (zaadje) sterk gereduceerd zijn (fig. 35). Helaas is er maar één kegel ter beschikking, zoodat een gedetailleerd onderzoek, zooals LANFER verricht heeft met betrekking tot androgyne kegels van *Picea excelsa*, daardoor uitgesloten is. Het zou b.v. zeer interessant geweest zijn na te gaan of in dezen androgynen kegel van *Abies* de reductie ook zoover kan gaan, dat de vruchtschub vrijwel geheel gereduceerd is en slechts uit een onbelangrijke uitgroeijing bestaat, maar dat er toch een behoorlijk zaadje tot ontwikkeling komt, òf, zooals GOEBEL bij een androgynen kegel van *Picea alba* heeft waargenomen, dat in het macrosporangium in plaats van een macrospore (= het zaadje) microsporen (= stuifmeel) worden gevormd.

Met het trekken van conclusies uit deze monstruositeiten moet men wel zeer voorzichtig zijn. Ons beperkend tot het geval van *Abies cilicica* kan met zekerheid alleen geconcludeerd worden, dat dekschub en meeldraad homologe organen zijn.

De hier gegeven beschouwingen betreffende den bouw der normale en monstrueuse kegels van *Cryptomeria*, *Cunninghamia*, *Abies* en *Sciadopitys* (en hetzelfde geldt van *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* e.a.) geven aanleiding tot de volgende conclusies:

1. De dekschubben der kegels zijn homoloog met naalden.
2. De meeldraden zijn homoloog met naalden.
3. De vrouwelijke kegels der hier besproken geslachten zijn op te vatten als een bloeiwijze.
4. De manlijke „kegels” of „katjes” vormen een bloem.

5. Het voorkomen van een „dubbelnaald” in den oksel der dekschub van een kegel van *Sciadopitys* bewijst de as- (= stengel)natuur van dit orgaan; het bevestigt tevens de opvatting, dat ook de kegel van *Sciadopitys* een bloeiwijze is.
6. De door LOTSY (1911) voorgestelde indeeling der *Coniferae* in *Florales* en *Inflorescentiales* vindt steun in de hier besproken monstrositeiten. Het geslacht *Cunninghamia* moet tot de *Inflorescentiales* gerekend worden.

Het verzamelen van monstrositeiten heeft als gevolg dat deze objecten het aureool van het „eenmalige”, waarmee het begrip „wonder” zoo nauw verbonden is, ontnomen wordt. (Pour croire complètement a un phénomène il faut y être habitué. RICHEL, 1927). Ook doet een oppervlakkige beschouwing hen gemakkelijk opvatten als een curiositeit of zelfs als een wangedrocht. In de hier besproken gevallen bleek, na analyse zoowel van den bouw der normale als der monstreuze kegels, het mogelijk te zijn voor beide een gemeenschappelijk bouwplan op te stellen. Niet alleen wordt hun daardoor het bovennatuurlijk karakter ontnomen, maar zelfs hun beider wetmatige structuur aangetoond, ook al ontgaat ons de oorzaak van hun optreden. Evenzeer is het begrip „normaal” een fictie; „fictie” ontstaat door kenmerkbeperking (JORDAN, 1931).

Onafhankelijk van alle speculaties met betrekking tot verwantschap en afstamming, waartoe de monstrositeiten zulk dankbaar materiaal leveren, moet dan ook in de eerste plaats de beteekenis van hun studie gezocht worden in het feit, dat zij ons noodzaken onze voorstellingen omtrent de organische natuur te verruimen. Dat alleen reeds rechtvaardigt een zelfstandige studie van deze natuurproducten.

De schrijver is veel dank verschuldigd aan allen, die hem het materiaal voor dit onderzoek ter beschikking gesteld hebben en in het bijzonder aan Prof. Dr W. ROEPKE, die den teekenaar der Afd. Entomologie der L.H.S., den Heer N. CORSTANJE, de vele, bij deze bijdrage behorende afbeeldingen liet vervaardigen.

Wageningen, November 1941.

#### Naschrift.

Tijdens de correctie der drukproeven ontving ik deel X van de Fortschritte der Botanik, waarin HIRMER onder meer een overzicht geeft van de resultaten der onderzoekingen betreffende den bouw van uitgestorven Coniferen, waarvan de laatste 5 jaren resten gevonden zijn.

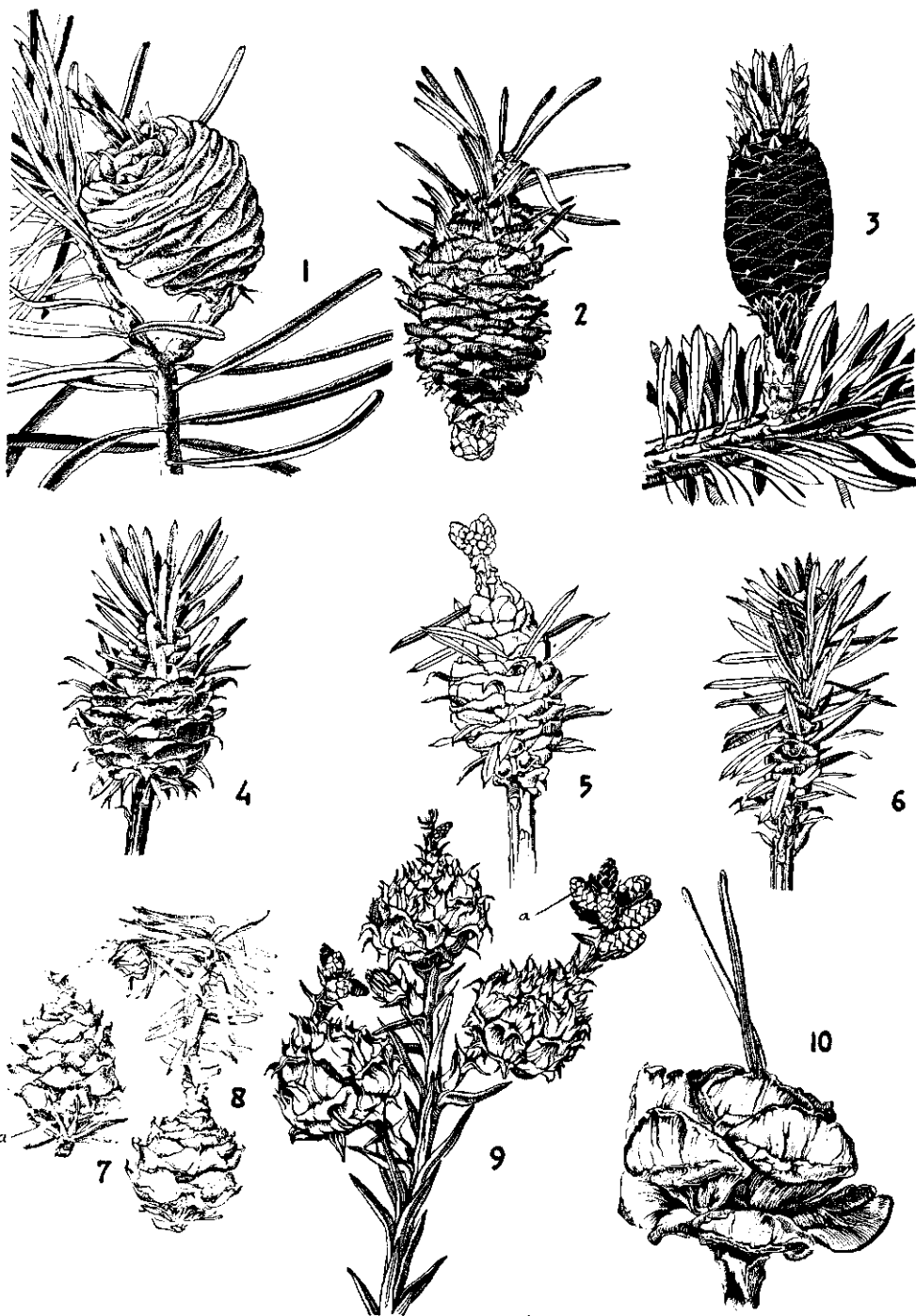
Uit de onderzoeken van FLORIN is nu wel op zeer overtuigende wijze komen vast te staan, dat de bouw van de kegels der oudste ons bekende Coniferen een bloeiwijze is. HIRMER herroept dan ook zijn vroeger, hierboven reeds medegedeelde, conclusie en is thans zelf ook overtuigd van de opvatting dat de primitieve bouw van de kegels der Coniferen een bloeiwijze is. Deze zeer belangrijke resultaten zijn het gevolg van een studie van eerst onlangs gevonden kegels der tot heden nog onbekende geslachten, *Lebachia*, *Ernestiodendron* en *Walchiostrobus*. Nadrukkelijk zij hier medegedeeld dat zij in geen deele iets te kort doen aan de onderzoeken van HIRMER; alleer zijn conclusies zijn onjuist gebleken. Ons interesseert hier vooral het feit dat de studie van den bouw van normale en monstrueuse kegels evenzeer tot het resultaat leidt, dat de oorspronkelijke bouw van de kegels der Coniferen een bloeiwijze is.

Voor verdere bijzonderheden, litteratuur en afbeeldingen zie genoemd deel van de Fortschritte der Botanik.

April 1942.

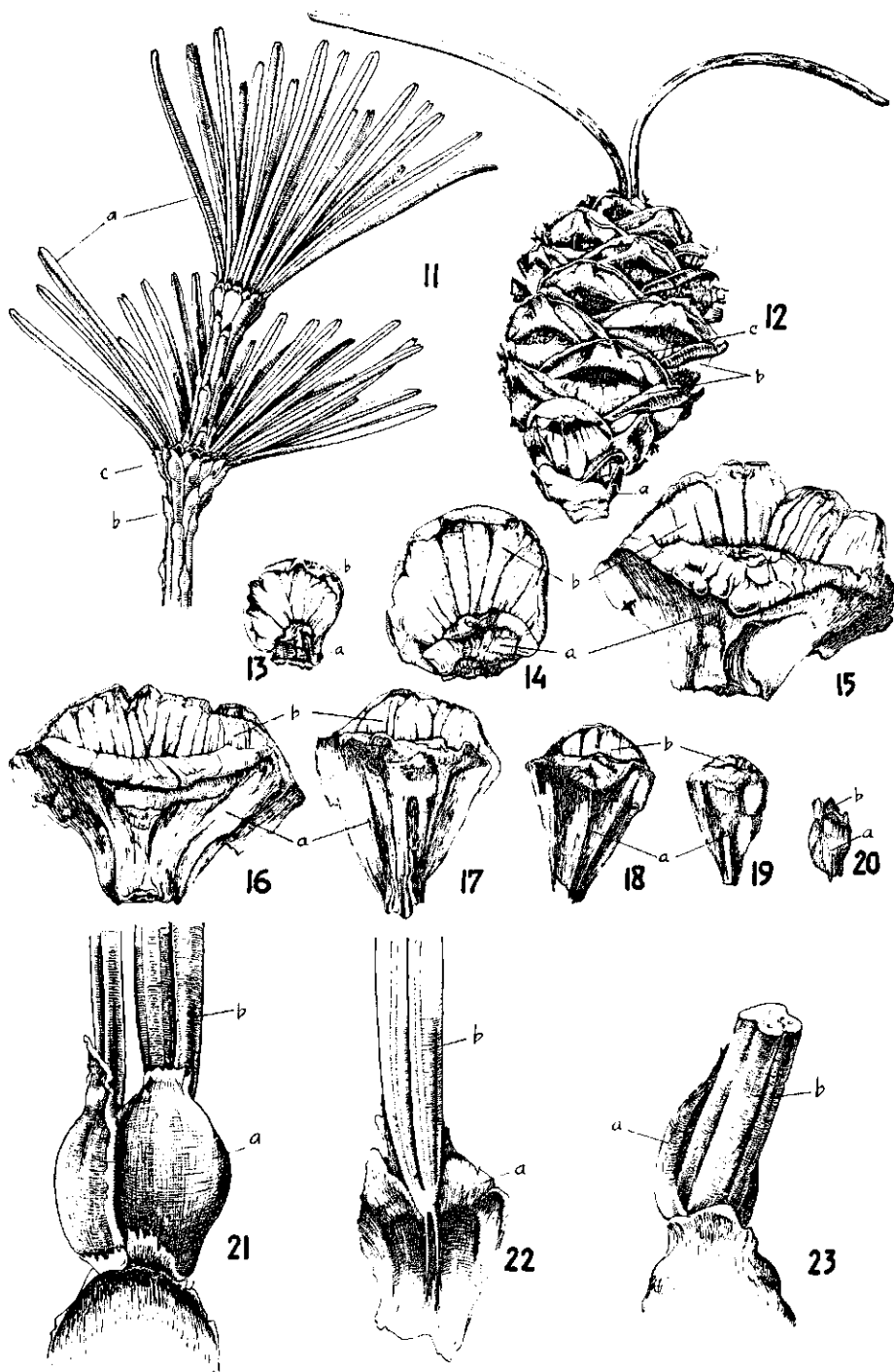
#### VERKLARING DER FIGUREN

- Fig. 1. *Abies concolor* (GORD.) ENGELM. var. *Lowiana* (A. MURR.) LEMM., doorgegroeiide kegel.
- „ 2. *A. concolor* (GORD.) ENGELM., doorgegroeiide kegel.
- „ 3. *A. homolepis* SIEB. et ZUCC., doorgegroeiide kegel.
- „ 4 t/m 6. *A. koreana* WILS., doorgegroeiide kegels.
- „ 7-8. *Cunninghamia lanceolata* (LAMB.) HOOK., doorgegroeiide kegels; 7a: ♂ bloem.
- „ 9. *Cryptomeria japonica* (L.f.) D. DON, doorgegroeiide kegel met ♂ bloemen (a) aan de verlengde as.
- „ 10 t/m 23. *Sciadopitys verticillata* (THUNB.) SIEB. et ZUCC.; 10: doorgegroeiide kegel; 11: steriele tak, a: „dubbelnaalden”, b: schubvormige bladeren, c: schubvormig blad met een „dubbelnaald” in den oksel; 12: kegel, a: steriele schub aan de basis van den kegel, b: dekschub, c: vruchtschub; 13 t/m 20: kegelschubben in verschillende stadia van ontwikkeling van de basis naar den top; a: dekschubben, b: vruchtschubben; 21a t/m 23a: dekschubben; 21b t/m 23b: „dubbelnaalden” in den oksel van een dekschub (a).
- „ 24-29. *Pinus sylvestris* L.; 24: schema lengtedoorsnede ♂ bloem; 25: schema van langlot met ♂ bloemen; 26: schema lengtedoorsnede ♀ bloem met kegel (e) in oksel van een schutblad (d), c: kortlot in oksel van schutblad (b) van de spil (a); 27: lengtedoorsnede ♀ bloeiwijze; 28: rijpe kegelschub met dekschub (a), vruchtschub (b) en gevleugeld zaad (c); 29: schema androgyn kegel; a: steriele bladeren, b: fertiele meeldraden, c: dekschubben met een microsporangium dat aanvankelijk microsporen (stuifmeel) voortbrengt, maar tenslotte steriel is (c'), d: steriele vruchtschub, e: dekschub, f: vruchtschubben met aanvankelijk steriele, later fertiele macrosporangia (f').



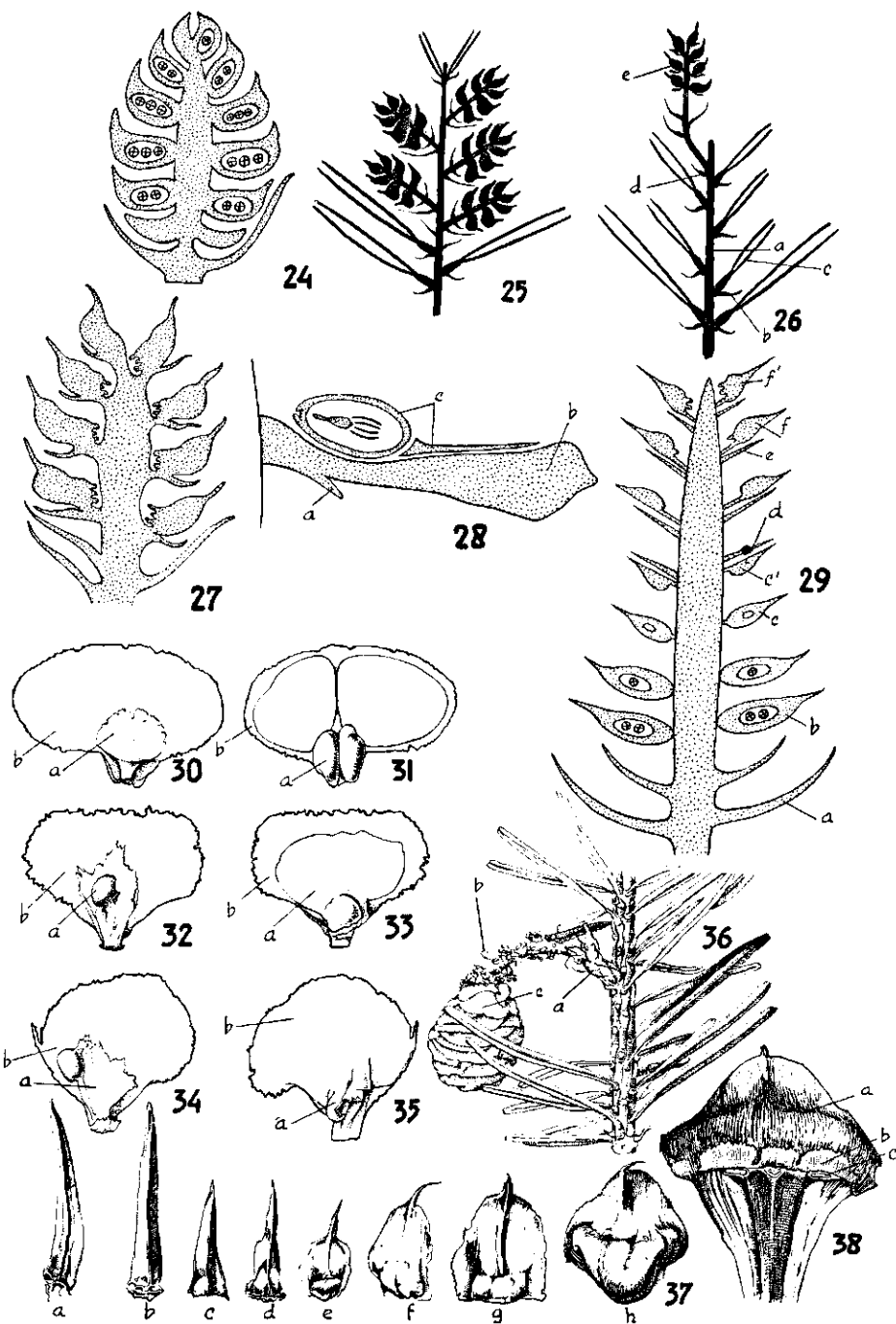
1. *Abies concolor* (GORD.) ENGELM. var. *Lowiana* (A. MURR.) LEMM.; 2. *A. concolor* (GORD.) ENGELM.; 3. *A. homolepis* S. et Z.; 4-6. *A. koreana* WILS.; 7-8. *Cunninghamia lanceolata* (LAMB.) HOOK.; 9. *Cryptomeria japonica* (L.f.) D. DON; 10. *Sciadopitys verticillata* (THUNB.) S. et Z.

teckning Corstanje



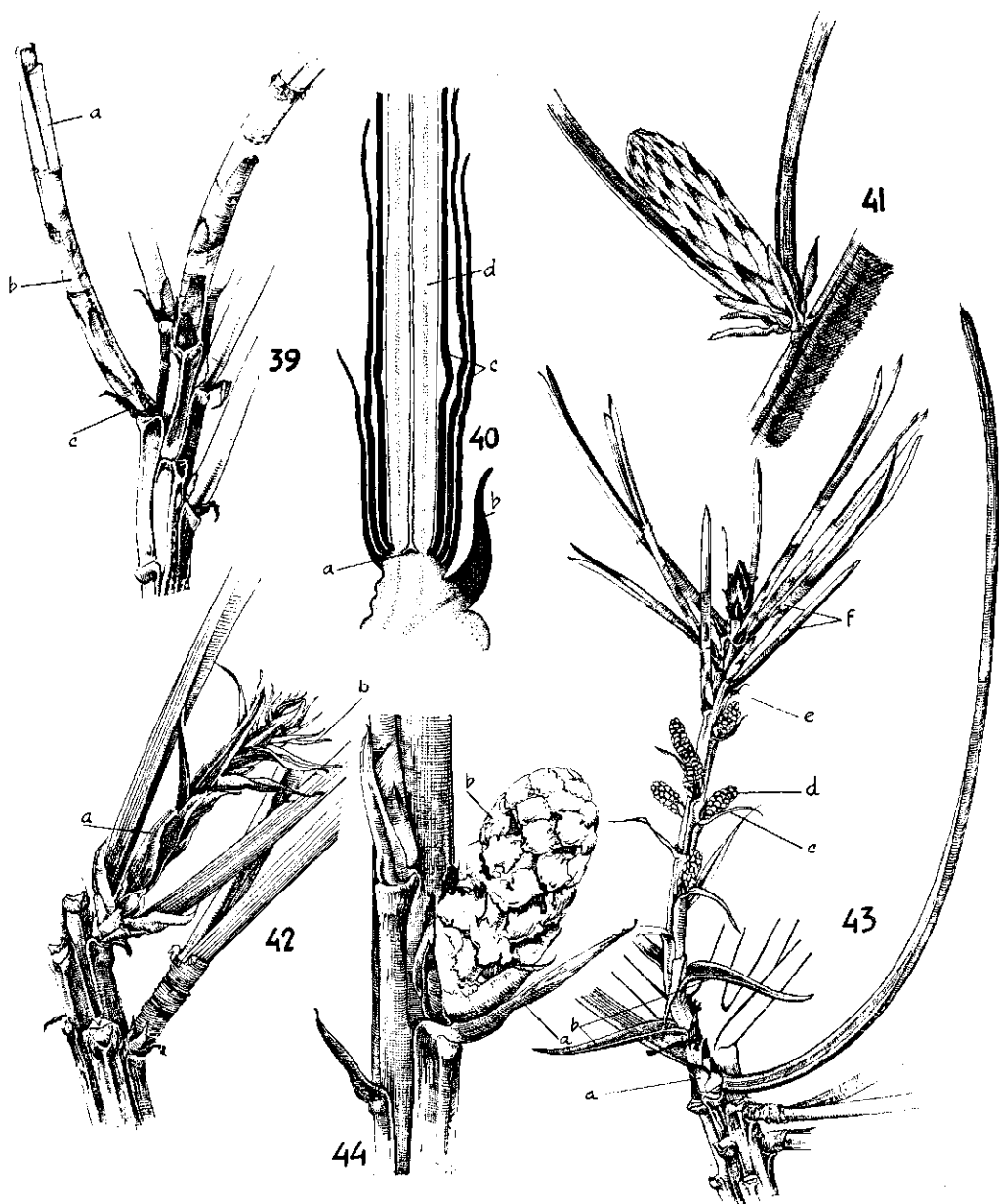
11-23. *Sciadopitys verticillata* (Thunb.) S. et Z.

Рисунки Горстак



24-29. *Pinus sylvestris* L.; 30-36. *Abies cilicica* (ANT. et KOTSCHY) CARR.;  
37-38. *Cunninghamia lanceolata* (LAMB.) Hook.

teekening Corstianje



39-44. *Pinus sylvestris* L.

teekening *Corstanië*



- Fig. 30 t/m 36. *Abies cilicica* (ANT. et KOTSCHY) CARR.; 30a: dekschub, b: vruchtschub; 31a: gevleugeld zaad, b: vruchtschub; 32a: dekschub met microsporangium, b: vruchtschub; 33a: een gevleugeld zaad, b: vruchtschub; 34a: dekschub met een microsporangium, b: vruchtschub; 35a: gereduceerd zaadje, b: vruchtschub; 36: androgyne kegel, a: schubben aan de basis, b: meeldraden, c: vruchtschubben.
- „ 37-38. *Cunninghamia lanceolata* (LAMB.) HOOK.; 37a t/m h: overgangsstadia van naald tot dekschub; 38a: dekschub, b: vliezige vruchtschub, c: lidteken zaad.
- „ 39 t/m 44. *Pinus sylvestris* L.; 39a: twee naalden van een kortlot, dat in den oksel van een schutblad (c) staat en aan de basis omgeven wordt door enkele vliezige schubben (b); 40: lengtedoorsnede door een kortlot, a: eindknop, b: schutblad, c: scheedebladen, d: 2 naalden; 41: uitgegroeide eindknop van een kortlot; 42 idem, a: breede, naaldvormige bladeren; b: naalden; 43: kortlot in den oksel van een schutblad (a), waarvan de eindknop uitgegroeid is; de eerste bladeren (b) zijn breed naaldvormig, de daarop volgende zijn kleiner met vliezige randen (c) en dragen ♂ bloemen (d) in den oksel; aan den top staan de vliezige schutbladen (e) met normale kortloten (f) in den oksel; 44: ♂ bloem (b) in den oksel van schutblad (a).

Alle teekeningen zijn vervaardigd door N. CORSTANJE.

Fig. 24 t/m 28 eenigszins gewijzigd naar fig. 567 uit FITTING, HARDER, SIERP en FIRBAS: Lehrbuch der Botanik; fig. 40 gewijzigd naar fig. 262 uit CHAMBERLAIN: Gymnosperms. Structure and Evolution.

## GERAADPLEEGDE LITTERATUUR

- AITON, W.: Hortus Kewensis. Vol. I-III. London, 1789.
- BAIL, TH.: Ueber androgyne Blütenstände bei solchen Monoecisten und Dioecisten derer Trennung der Blütenstände Regel ist. Schriften der Kön. phys. ökol. Gesellsch. zu Königsberg, Bd X (1869), 195-196; XI (1878) 117.
- BAILEY, L. K.: The cultivated Conifers. New York, 1933.
- BEAN, W. J.: Trees and Shrubs hardy in the British Isles. 2 vol. 2 ed. London, 1919.
- BEISSNER-FITSCHEN, J.: Handbuch der Nadelholzkunde. 3 ed. Berlin, 1930.
- BIEGEL, H. M. en VENEMA, H. J.: Doorgegroeide kegels van *Cryptomeria japonica* D. DON. 9e Jaarboek N.D.V. (1933) 130-135.
- CARRIÈRE, E. A.: Fructification du *Sciadopitys verticillata*. Rev. Hort. Vol. 56 (1884) 16-18.
- CARRIÈRE, E. A.: Traité général des Conifères. Paris, 1855.
- CARRIÈRE, E. A.: Anomalie présentée par des feuilles de *Sciadopitys*. Rev. Hort. Vol. 40 (1868) 150-151.
- CASPARY, R.: De Abietinarum CARR. Floris feminei structura morphologica. Ann. Sci. Nat. 4 Sér. T. XIV (1860) 208-209.
- CELAKOVSKY, L.: Zur Kritik der Ansichten von der Fruchtschuppe der Abietineen. Abh. d. Königl. Böhm. Gesellsch. der Wissensch. VI Folge, Bd 11 (1882) Mathem. Naturw. Classe no 6.
- CHAMBERLAIN, CH. J.: Gymnosperms. Structure and Evolution. Chicago, 1934.
- COULTER, JOHN M. and CHAMBERLAIN, CH. J.: Morphology of Gymnosperms. Chicago, 1928.

- CRAMER, C.: Bildungsabweichungen bei einigen wichtigeren Pflanzenfamilien und die morphologische Bedeutung des Pflanzeneies. Zürich, 1864.
- DICKSON, A.: Observations on some bisexual cones occurring in the Spruce Fir. Trans. Brit. Soc. Vol. VI (1860) 418-421.
- DICKSON, A.: On the phylloid shoots of *Sciadopitys verticillata*. Bot. Congr. 1866. Report of Proc. 124.
- EICHLER, A. W.: Ueber die weiblichen Blüten der Coniferen. Monatsber. Kön. Ak. d. Wiss. Berlin (1881) 1020-1049.
- EICHLER, A. W.: Ueber Bildungsabweichungen bei Fichtenzapfen. Sitz. Ber. Kön. Ak. d. Wiss. Berlin (1882) 40-57.
- EICHLER, A. W.: Entgegnung auf Herrn I. CELAKOVSKY's Kritik meiner Ansicht über die Fruchtschuppe der Abietineen. Sitz. Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin (1882) 77-92.
- FITTING, H., HARDER, H., SIERP, H. und FIRBAS, F.: Lehrbuch der Botanik. Jena, 1939.
- The Gardener's Chronicle: Vol. XVI, New Ser. (1881), D1 2, 795; XVII, New Ser. (1882), D1 1, 112, 155; XXI, New Ser. (1884), D1 1, 282-346.
- GOEBEL, K. VON: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig und Berlin, 1908.
- GOEBEL, K. VON: Organographie der Pflanzen. Bd I-III. Jena, 1923-'32.
- HAGERUP, O.: Zur Organogenie und Phylogenie der Koniferen-Zapfen. Det. Kgl. Danske Vid. Selsk. Biol. Medd. X, 7, Kopenhagen, 1933.
- HAGERUP, O.: Zur Abstammung einiger Angiospermen durch *Gnetales* und *Coniferae*. Det. Kgl. Danske Vid. Selsk. Biol. Medd. XI, 4, Kopenhagen, 1934.
- HENENWAY, A. F.: *Cryptomeria japonica*. Bot. Gaz. Vol. 52 (1911).
- HENKEL, J. B. und HOCHSTETTER, W.: Synopsis der Nadelhölzer. Stuttgart, 1865.
- HERIBERT-NILSSON, N.: Der Evolutionsgedanke und die vergangene Pflanzenwelt. Hereditas, Bd 24 (1938) 377-385.
- HERZFELD, S.: Zur Morphologie der Fruchtschuppe von *Larix decidua* MILL. Sitzb. d. mathem. naturw. Kl. Bd 118, Abt. I (1909) 1345-1375.
- HIRMER, M.: Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie der weiblichen Blütenzapfen der Coniferen. Bibl. Bot. Bd. XXVIII, H. 114 (1936).
- HOCHSTETTER, W.: Die Coniferen oder Nadelhölzer, welche in Mittel-Europa winterhart sind. Stuttgart, 1882.
- JORDAN, H.: Normaal, in: Encyclopaedisch Handboek van het moderne denken. Arnhem, 1931.
- KEISSLER, K. v.: Ueber einigen androgynen Fichtenzapfen. Oester. Bot. Zeitschr., Bd IL (1899) 150-151.
- KENT, A. H.: VEITCH's Manual of the Coniferae. Chelsea, 1881; new ed. Chelsea, 1900.
- LANFER, K. F.: Ein Beitrag zur Kenntniss der weiblichen Blüten der Coniferen. Diss. München, 1933.
- LANFER, K. F.: Androgyne Zapfen. Untersuchungen über das Auftreten abnormer Änderungen in den Geschlechtsverteilung bei Abietineen. Mitt. d. Deutschen Dendrol. Ges. Jahrb. no. 44 (1932) 351-357.
- LANFER, K. F.: Beitrag zur Klärung und zum richtigen Verständnis der organogenetischen Untersuchungen der Coniferen-Zapfen von O. HAGERUP. Bot. Jahrb. Bd LXVI (1934) 471-487.
- LOTSY, J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd I-III<sup>1</sup>. Jena, 1907-1911.
- MAECKLENBURG, A.: Durchtrieb eines *Abies concolor*-Zapfens. Mitt. d. Deutschen Dendrol. Ges. Jahrb. (1922) 219.

- MÄGDEFRAU, K.: Die Stammesgeschichte der *Lycopodiales*. Biol. Zbl. Bd 52 (1932) 280-294.
- MASTERS, M. T.: Vegetable Teratology. London, 1869.
- MASTERS, M. T.: On the comparative Morphology of *Sciadopitys*. Journ. of Bot. Vol. 22 (1884) 97-105.
- MASTERS, M.T.: Review of some points in the comparative morphology anatomy and life history of the Coniferae. Journ. Linn. Soc., Vol. XXVII (1891) 226-332.
- MEYEN, J.: Jahresbericht über die Resultate des Arbeitens im Felde der physiologischen Botanik vor dem Jahre 1837. Zur Morphologie. Arch. f. Naturgesch. Jrg. 4, Bd 2 (1836) 1-186.
- MOHL, H.: Ueber die männlichen Blüthen der Coniferen. Vermischte Schriften botanischen Inhalts (1845) 45-61.
- PARLATORE, PH.: Deuxième note sur la composition du cône des Conifères Compt. Rend. hebdom. des Séances de l'Acad. des Sc. T. 53 (1861) 164-170.
- PENZIG, O.: Pflanzenteratologie. Bd I-III. Berlin, 1921-1922.
- PILGER, R.: *Gymnospermae*, in: Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Bd 13. Leipzig, 1926.
- PILGER, R.: Vergleichende Studien der weiblichen Coniferen Blüten. Bot. Jahrb. Bd LXVI (1934) 469-471.
- REHDER, A.: Manual of cultivated Trees and Shrubs. New York, 1927.
- RICHARD, L. C. M.: Mémoires sur les Conifères et les Cycadées. Stuttgart, 1826.
- RICHTER, CH., L'Intelligence et l'Homme. Paris, 1927.
- SARGENT, CH. S., The Silva of North America. 14 Vol., Boston and New York, 1892-1902.
- SCHAUER, J. C.: Pflanzen-Teratologie. Berlin, 1842. Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. Arch. f. Naturgesch., Jrg. 3, Bd I (1837) 289-320.
- SPEER, G., Die Lehre von der Gymnospermie im Pflanzenreiche. Mém. Acad. St. Petersb., 7 Sér., XIII, no. 6 (1869).
- STENZEL, K. G. W.: Beobachtungen an durchwaschenen Fichtenzapfen. Nov. Act. der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturf., Bd XXXVIII (1876) 291-340.
- STRASZBURGER, E.: Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena, 1872.
- STROHL, J., Missbildungen im Tier- und Pflanzenreich. Jena, 1929.
- THISELTON-DYER, W. T.: *Sciadopitys verticillata* SIEB. et ZUCC. CURTIS Bot. Mag., Vol. CXXXI (1905) pl. 8050.
- TROLL, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüthe. Berlin, 1928.
- UNGERER, E.: Die Regulationen der Pflanzen Monogr. aus dem Gesamtgeb. der Pflanzen und der Tiere. Bd X, Berlin, 1926.
- VELENOVSKY, J.: Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Bd I-IV. Prag, 1905-1913.
- WETTSTEIN, R. VON: Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien.
- WILLKOMM, M.: Zur Morphologie der samentragenden Schuppe des Abietineenzapfens. Nov. Act. der Ksl. Leop.-Carol. Deutschen Akad. d. Naturf., Bd XLI (1880) 331-344.
- ZEILE, J. F.: Ueber die männlichen Blüthen der Coniferen. Diss. Tübingen, 1837. Herdruckt mit aanvullingen in: H. MOHL, Vermischte Schriften botanischen Inhalts (1845) 45-61.
- ZIMMERMANN, W., Die Phylogenie der Pflanzen. Jena, 1930.